Beiträge zur Anatomie und Mechanik tordierender Grannen bei Gramineen

nebst Beobachtungen über den biologischen Werth derselben.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der

philosophischen Fakultät der Universität Breslau

vorgelegt und nebst den angefügten Thesen

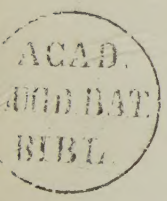
gegen die Herren

Privatdocent Dr. **A. Weberbauer** und Dr. **C. G. Richter**

Donnerstag, den 15. November 1900, Mittags 12 Uhr

vertheidigt von

Wilhelm Remer.



Breslau 1900.
Dr. R. Galle's Buchdruckerei, Breslau, Matthiasstrasse 29.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546309_0064

I. Historische Uebersicht.

Die hygroskopische Torsion der Grannen bei Gramineen wird zuerst erwähnt durch M. Wichura (1852),[1]) der bereits die auffallende Constanz der Drehungsrichtung bemerkt und beschrieben hat, ohne jedoch eine Deutung zu versuchen. Auch Duval Jouve's anatomische Studie über die Gramineengranne (1871)[2]) tritt der Ursache der Drehung nicht näher; durch ihn ist für den untern tordierenden Abschnitt der Granne die Bezeichnung Säulchen (colonne) eingeführt worden.

Die Erklärung des Mechanismus der tordierenden Granne wird zuerst von F. Hildebrand (1873)[3]) unternommen. Er führt die Bewegungserscheinung zurück auf die ungleiche Vertheilung der Zellen mit hygroskopischer Verdickungsmasse im Querschnitt. Sie bilden bei Avena sterilis, dem von ihm gewählten Beispiel, im Säulchen eine etwa T-förmige Figur, deren Lücken chlorophyllführendes Parenchym ausfüllt. Die quellbaren Elemente sind auf der einen Seite zahlreicher, und Hildebrand nimmt an, dass diese infolgedessen sich stärker und rascher verlängert und verkürzt als die entgegengesetzte Seite. Der vordere, feste Grannentheil besitzt zwar dieselben beiden Elemente, die quellbaren, stark verdickten, langgestreckten Zellen und das dünnwandige, chlorophyllführende Parenchym, jedoch so vertheilt, dass die quellbaren Zellen auf allen Seiten gleich vertreten sind.

Diese Deutung widerlegen Nägeli und Schwendener (1877)[4]) und Fr. Darwin (1876).[5]) Wenn nach Hildebrand's

Annahme die quellbaren Zellen unter sich gleichartig sind, so ergiebt sich aus ihrer ungleichen Vertheilung nach zwei Richtungen noch keine Torsion. Die gleichartigen Elemente werden sich gleich stark und schnell ausdehnen und verkürzen, sodass keine Tendenz zu einer drehenden Bewegung entsteht. Sollten die quellbaren Elemente der einen Seite aber in höherem Grade hygroskopisch sein, als die der andern, so würde daraus wohl eine Beugung, aber keine Torsion resultieren. Nägeli und Schwendener sowohl wie Fr. Darwin (Untersuchung an Fasern von Stipa pennata) vermuthen den Sitz der Drehung in der Structur der einzelnen Zellen; der direkte Beweis dafür wird noch nicht beigebracht.

Der Zusammenhang zwischen der Torsion der Granne und der Zellwandstructur wird festgestellt und belegt durch Zimmermann's Untersuchungen an Avena sterilis, A. brevis, Arrhenatherum elatius und Stipa pennata (1881).[6]) Er beobachtete an Avena sterilis das Vorhandensein zweier verschiedenartiger Elemente im Stereom des Säulchens; die äusseren 2—3 Schichten enthalten prosenchymatisch zugespitzte Fasern, deren spaltenförmige Poren in einer linksläufigen Spirale angeordnet sind. Sieht man beide Zellflächen in Längsansicht gleichzeitig, so kreuzen sich ihre Poren. Die inneren, zur Reifezeit stärker gebräunten Elemente sind durch gerade oder schwach geneigte Querwände begrenzt. Ihre Micellarreihen bilden keine Spiralen, sondern schräge Ringe, man sieht auf der Längsansicht nie eine Kreuzung der grossen und zahlreichen Poren an opponierten Zellwänden. Eine einzelne Zelle von zwei verschiedenen Seiten betrachtet zeigt von der einen Seite die Poren rechts, von der andern links aufsteigend, wenn man jedesmal die zugekehrte Membran betrachtet. Längsschnitte, die nichts als einige der äussern Zellen enthalten, drehen sich beim Austrocknen links und strecken sich beim Befeuchten wieder gerade. Kalilauge bewirkt Isolierung der Zellen und Drehung derjenigen, welche spiralige Micellarreihen besitzen, nach rechts. Dasselbe soll (wie auch Fr. Darwin

angiebt) Salpetersäure und chlorsaures Kali bewirken. Den Grund sieht Zimmermann darin, dass beide Mittel eine starke Quellung verursachen; sie sollen die gerade feuchte Stellung in eine rechtsgewundene, also der linksgewundenen Trockenlage entgegengesetzte überführen. Die innern Zellen zeigen diese Drehungserscheinungen nicht, dagegen sind sie sehr contractionsfähig, nach Zimmermann's Messung um 12—15%. Nach allem kommt der Autor zu dem Schluss: „Die eigentliche drehende Kraft liegt lediglich in den äusseren Zellen, deren Micellarreihen spiralig verlaufen, die andern mechanischen Zellen, die kein actives Torsionsbestreben besitzen, wirken nur durch ihre starke Contraction beim Austrocknen verstärkend auf die Drehung ein." Avena brevis stimmt mit A. sterilis überein, während bei Arrhenatherum elatius die Zellen mit ringförmigen Micellarreihen fehlen. Stipa pennata dagegen besitzt denselben Mechanismus wie A. sterilis.

G. Eichholz (1886)[7]) unterscheidet ebenfalls unter den bei Bewegungsvorgängen wirksamen verlängerten faserförmigen Elementen zwei Arten. Die einen lassen aus ihrer Porenrichtung eine spiralige Anordnung der Micellarreihen erschliessen, Eichholz beobachtet an ihnen ein geringes Contractionsvermögen in der Längsrichtung (dasselbe beträgt — soweit messbar — selten über 2%). Zellen mit spiraligen Micellarreihen können ihrer meist unbedeutenden Quellbarkeit wegen nur selten für sich allein Torsionen hervorrufen. Als specifisch dynamische Elemente werden diesen diejenigen gegenüber gestellt, deren Micellen in horizontalen oder geneigten Ringen angeordnet sind. Sie erleiden bei Wasserverlust eine starke Verkürzung in der Längsrichtung um 6—20%; die Contractionsgrösse variiert nach der Lage, welche die Zellen innerhalb einer Contractionsschicht einnehmen und nimmt mit der Entfernung von der neutralen Axe zu. Für die Contractionsgrösse ist es gleich, ob die Zellwand dicker oder dünner ist, dagegen ist die Contractionsenergie bei Ueberwindung eines Widerstandes abhängig von der Wanddicke zu denken. — Die

Torsion der Gramineengrannen beruht nach Eichholz daher einmal auf der Eigentorsion der Elemente (Arrhenatherum elatius, dessen Granne nur spiralig struierte Fasern enthält), im andern Falle auf der stärkern Contraction der centralen Schichten (so bei Avena sterilis, A. brevis, Stipa, wo aussen Elemente mit spiraligen Micellarreihen, innen solche mit ringförmigen Micellarreihen liegen).

Wie die Richtung der micellaren Streifung schon aus dem Querschnitt abgelesen werden kann, zeigt G. Krabbe (1887).[8]) Querschnitte durch Zellen, deren Membran spiralig gestreift ist, scheinen sich bei Veränderung der Einstellung aus von Krabbe dargelegten optischen Gründen zu drehen und zwar bei Zellen mit rechtsläufiger Spirale bei tieferer Einstellung im Kreise links herum und umgekehrt. Verlaufen die Spiralstreifen verschiedener Membranschichten entgegengesetzt, dann bewegen sich die verschieden gestreiften Schichten in entgegengesetzter Richtung an einander vorbei. Würden sich innerhalb derselben Membranschicht zwei Spiralsysteme kreuzen, dann müssten die auf dem Querschnitt in dieser Schicht etwa sichtbaren radialen Streifen wie zwei Wellensysteme durcheinander laufen. Krabbe kommt in Uebereinstimmung mit Dippel[9]) und Strassburger[10]) zu dem Resultat, dass, wo immer zwei Streifensysteme vorhanden sind, diese verschiedenen Schichten angehören; eine Kreuzung in derselben Schicht findet nicht statt.

Nachdem C. Steinbrinck schon (1873)[11]) bei seinen Untersuchungen über das Aufspringen der Früchte und (1878)[12]) bei der Untersuchung der Erodium-Granne dazu gelangt war, hygroskopische Bewegungen in Beziehung zur micellaren Structur zu bringen, unterscheidet er (1888)[13]) im Verfolg der Ergebnisse Zimmermann's und Eichholz's drei Fälle hygroskopischer Torsion bei Gramineengrannen:

a) „Torsion infolge des Windungsbestrebens der Elemente, die in concentrische Lagen geordnet sind, unter schrittweiser Zunahme der Quellbarkeit von der Peripherie nach dem Centrum hin:“ Stipa pennata.

b) „Torsion infolge des Antagonismus verschiedener Zonen bei stärkerer Quellbarkeit der inneren Lage.“ Zimmermann hatte bei Avena sterilis eine Aussenzone mit geringerer und eine Innenzone mit grösserer Quellbarkeit constatiert. Diese Aussenzone ist nach Steinbrinck in zwei Schichten zu zerlegen, deren Streifung in entgegengesetzter Richtung verläuft; er erblickt in diesem Contrast eine Ursache der Torsion. Im Gegensatz zu beiden Aussenzonen steht die Centralzone mit stärker contrahierbaren Elementen, auch diese in zwei Partieen, einer äussern um 20 % contractionsfähigen und einer innern, die um 30 % quellbar ist.

c) „Torsion infolge gleichmässiger Eigentorsion der Einzelelemente.“ Eichholz rechnet hierzu Arrhenatherum elatius, Steinbrinck nimmt mit Zimmermann auch bei A. elatius als Grund der Torsion die stärkere Contraction der innern Elemente in Anspruch.

Obwohl die zahlreichen andern Arbeiten Steinbrinck's über hygroskopische Organe, speziell Trockenfrüchte, die Gramineen nicht mehr in den Kreis der Erörterung ziehen, ist es doch nothwendig, die allgemeinen Resultate derselben so weit hier zu citieren, als sie auf die Grannen der Gräser unmittelbar zur Anwendung gebracht werden können. Sie werden wiedergegeben nach der Zusammenfassung von 1891.[14]) Steinbrinck behandelt zunächst nach mathematischer Methode die Formveränderung, die eine kreisförmig gedachte homogene Membran durch Flächenquellung erleidet und weist nach, dass sie theoretisch zur Ellipse werden muss. Die durch die Quellung erfolgende Verschiebung ist zurückzuführen auf eine zweifache Bewegung der kleinsten organischen Einheiten, die eine Membran zusammensetzen, nach zwei rechtwinklig sich schneidenden Richtungen, die mit dem Maximum und Minimum der Quellung zusammenfallen. — Von diesem Satze aus gelangt der Autor unter Zugrundelegung der Nägeli'schen Micellarhypothese zu dem theoretischen Ergebniss, dass Zellen, die beiderseits gekreuzte Streifensysteme besitzen (er setzt sie gleich einem Verband ebener paralleler Membranen mit congruenter

Quellungsellipse), bei Imbibition rechts tordieren müssen, wenn die Streifen eine linksläufige Spirale bilden. Dorsiventralgebaute Zellen, deren gegenüberliegende Membranen eine unsymmetrische (verschieden geneigte) Streifung besitzen, erfahren eine excentrische Drehung (= Windung); die Drehungsaxe liegt der Wand näher, deren Streifung stärker geneigt ist. Die Windung wird stärker, wenn die einander gegenüber liegenden Zellwände ungleich dick sind.

Bündel von Zellen, die isoliert nach dem Bau ihrer Membran tordieren würden, tordieren wie die einzelnen Zellen. Sind in einem Gewebe torsionsfähige Zellen mit nicht tordierenden vereinigt, so ist es der Torsion am günstigsten, wenn die tordierenden Elemente der Axe des Organs am nächsten liegen. — Sind die tordierenden Elemente in ringförmigen Zonen angeordnet, so wird die Torsion durch Verdickung der äussern tangentialen Wände verstärkt.

Die nachfolgenden Untersuchungen gehen nicht auf die Erweiterung dieser mathematisch-physikalischen Deduktionen aus, sondern in erster Linie auf eine Vermehrung der Zahl der thatsächlichen Beobachtungen aus dem einschlägigen Gebiet um einige weitere Beispiele, die unter den einheimischen Gräsern gewählt wurden.

II. Anatomie und Mechanik einiger tordierender Gramineen-Grannen.

1. Anthoxanthum odoratum.

a) Anatomie. Vorauszuschicken ist, dass im Folgenden der tordierende Abschnitt der Granne nach Duval Jouve als Säulchen von dem geraden Endtheil, der Endborste, unterschieden ist. Die Richtung der schrägen Tüpfel ist als rechts- oder linksaufsteigend bezeichnet, je nachdem, ob die rechte oder linke Seite derselben aufwärts verschoben erscheint. Bei

der Benennung der Drehungsrichtungen sind die Ausdrücke „im Kreise rechts oder links“, „rechtsläufig“ oder „linksläufig“ u. ähnliche vermieden und ersetzt worden durch die Ausdrücke „im Sinne des Zeigers der Uhr“ und „entgegengesetzt dem Zeiger der Uhr“; dieselben sind umständlicher aber eindeutig. Auf Schraubenlinien (Spiralen) ist diese Terminologie mit der Annahme angewendet worden, dass das Auge des Beschauers sich über dem einen Ende der Schraube befindet und ihren Umläufen von unten nach oben folgt. Statt des hergebrachten Wortes „Spirale“ hätte richtiger stets der Terminus „Schraubenlinie“ angewendet werden müssen. Jedoch sind Missverständnisse in diesem Falle kaum zu befürchten, sodass der gewohnte Sprachgebrauch unbedenklich beibehalten werden kann. Es ist auch davon Abstand genommen worden, die scharfe Unterscheidung, die Steinbrinck zwischen Windung und Torsion macht, im Einzelnen durchzuführen, da beide überall zusammen und an denselben Elementen in einander übergehend auftreten.

Der Querschnitt des Säulchens der tordierenden Granne von Anthoxanthum odoratum L. (s. Fig. 1) zeigt ein Bild, das von dem bei Avena und Stipa durch die genannten Autoren geschilderten abweicht. Der Querschnitt der Avena- und Stipa-Arten ist dadurch charakterisiert, dass sich die Stereomzellen in ihm zu einer T-förmigen Figur anordnen, deren beide offene Seiten zwei durch die Mittelwand geschiedene chlorophyllführende Parenchymstränge ausfüllen. In der Mittelwand verläuft das Gefässbündel (manche Arten haben ausser dem mittleren Hauptstrang noch zwei schwächere Gefässbündel seitlich an den Flanken stehend). Auch Anthoxanthum lässt zwei Parenchymzellzüge erkennen, dieselben sind aber durch einzelne mechanische Elemente und das Gefässbündel nur unvollkommen geschieden und werden von einem geschlossenen sclerenchymatischen Ringe umgeben. Der ganze Querschnitt ist rund, bei Avena und Stipa mehr halbkreisförmig.

Die mechanischen Zellen haben sämmtlich gleichmässig verdickte Membranen, ihre Lumina liegen central; sie ordnen sich nach der Grösse in zwei einfache Schichten. Die äussere enthält 10—12 Elemente von grösstem Durchmesser, die sich stets lückenlos zusammenschliessen, die innere enthält etwa 8—10 Elemente von kleinerem Durchmesser und wird an ein bis zwei Stellen von Parenchym unterbrochen. Alle Membranen lassen eine schwache concentrische Schichtung erkennen, einige zeigen (im Querschnitt zufällig getroffene) Porencanäle. Beim Uebergang von höherer zu tieferer Einstellung scheinen sich die Querschnitte der Sclerenchymzellen und mit ihnen der ganze Schnitt (bei Glycerin-Einbettung, welche für das hygroskopische Verhalten dem Einschluss in Wasser gleichzusetzen ist) entgegen dem Zeiger der Uhr zu drehen; beim Uebergang von tieferer zu höherer Einstellung erfolgt dieselbe Bewegung umgekehrt. Nach Krabbe's Deutung würde dieses Phänomen das Vorhandensein einer spiraligen Streifung beweisen, deren Richtung im Sinne des Zeigers der Uhr verläuft (= rechtsläufiger Spirale Krabbe's).

Der Querschnitt durch das Säulchen einer jungen Granne aus der Zeit vor der Blüthe (s. Fig. 2) zeigt die gleiche Anordnung, nur sind die spätern Stereomglieder noch zartwandig; die scheinbare Rotation beim Wechsel der Einstellung ist in diesem jungen Stadium nicht wahrzunehmen. Sie wird, wie zu erwarten, erst bemerklich, wenn die Zellwände einige Dicke erlangt haben, und wird mit der fortschreitenden Entwickelung deutlicher.

Der Einblick in den Bau der einzelnen Elemente ist zunächst am besten zu erlangen durch mechanische Isolierung mittelst behutsamen Zerzupfens und Betrachtung in Wasser. Mazerationsmittel rufen weiter unten zu erwähnende Veränderungen hervor.

Diejenigen Elemente, welche im Querschnitt den äussersten Ring bilden und dort sich bereits durch ihren grössern Durchmesser hervorheben, bestehen aus langcylindrischen Gliedern, welche durch wagerechte oder mässig

geneigte Querwände gegeneinander abgesetzt sind. Ihre Membranen sind stark und gleichmässig verdickt und tragen Tüpfelcanäle, welche einseitig und in einer Reihe übereinander liegen. Letztere münden mit schrägen rechtsaufsteigenden Spalten (die Spaltenrichtung ist stets bezogen auf die dem Auge zugekehrte Zellwand). An dem Verlauf der einseitigen Tüpfelreihe kann man deutlich sehen, dass die Zellen dieser Aussenzone in Wasser, also in gequollenem Zustand, nicht gestreckt sind, wie für die analogen Elemente der bisher untersuchten Objekte angegeben wird, sondern auch da einer Eigentorsion unterliegen und zwar einer Torsion im Sinne des Zeigers der Uhr. In Figur 3 ist eine solche Zelle gezeichnet, welche dies zeigt: in der Nähe der untern Querwand liegen die Tüpfel auf der rechten Seite, sie ziehen sich allmählich von dieser über die nach dem Beschauer gerichtete Wand nach der linken Seite hinüber einer Schraubenlinie folgend, welche im Sinne des Zeigers der Uhr und senkrecht gegen die Richtung der Spalten verläuft. Durch Zusatz von Kalilauge wird diese Drehung verstärkt, die Zellen sind dann scharf gewunden; zugleich mit einer im Sinne des Zeigers der Uhr, also senkrecht gegen die Spalten, gerichteten feinen Streifung erscheint eine nach Aussen ein wenig vorspringende breite Leiste, welche die Zelle als ein schraubiges Band im Sinne des Zeigers der Uhr umzieht (s. Fig. 4). Aus der Lage der Tüpfel lässt sich entnehmen, dass diese Leiste bei gestreckter Lage auf der nach der Axe des Säulchens gerichteten Seite der betreffenden Zellen liegt. Ein ähnliches Band hat Eichholz bei Avena sterilis beobachtet. Wenn sich über seinen Bau genauere Aufschlüsse auch nicht gewinnen lassen, so darf andererseits daraus doch geschlossen werden, dass Imbibitions-Differenzen zwischen verschiedenen Partieen der Zellwand thatsächlich vorhanden sind.

Setzt man dieselben Elemente der Austrocknung aus, so tordieren sie entgegen dem Zeiger der Uhr und parallel der Spaltenrichtung. Wie Kalilauge die feuchte Lage zum schärferen Ausdruck bringt, so bewirkt das Schulze'sche

Mazerationsgemisch (chlors. Kali und Salpetersäure) eine stärkere Ausprägung der Trockenlage, auch wieder unter Hervortreten einer mit der Torsion gleichsinnigen Streifung. Chlorsaures Kali und Salpetersäure kommen also nicht, wie Zimmermann angiebt, in ihrem Verhalten gegen die Micellarstructur einem quellenden, sondern einem wasserentziehenden Mittel gleich.

Die Elemente der zweiten Schicht, welche im Querschnitt einen geringeren Durchmesser aufweisen, haben bei etwas grösserer Länge dieselbe cylindrische Form, besitzen aber allseitige, mit schrägen Spalten mündende Tüpfel. Die Richtung der Spalten ist rechtsaufsteigend, die Spalten der dem Beschauer zu- und abgewandten Seiten derselben Zelle kreuzen sich, die Micellarstructur wäre danach spiralig entgegengesetzt dem Zeiger der Uhr (vergleiche in Fig. 8 das homologe Element von Deschampsia flexuosa). In Wasser ist eine Torsion dieser Sclerenchymzellen wegen ihrer multilateralen Gestaltung nicht sicher wahrnehmbar, erst nach Zusatz von Kalilauge tritt sie — im Sinne des Zeigers der Uhr — deutlich hervor; bei Austrocknung und Anwendung von chlorsaurem Kali und Salpetersäure findet Torsion entgegen dem Zeiger der Uhr statt. Die Trocken- und Feuchtigkeitslage stimmt also mit der der Aussenzone überein. In Fig. 5 sind zwei dieser Elemente (schem.) wiedergegeben, die sich nach Zusatz von Kalilauge der Torsionstendenz folgend umeinander gewunden haben.

Die vereinzelt im Innern des zweischichtigen Ringes liegenden sclerenchymatischen Elemente stimmen mit denen der zweiten Schicht überein. — Parenchym und Gefässbündel enthalten nichts Auffallendes.

Es wurde erwähnt, dass der Querschnitt durch das Säulchen die Krabbe'sche Kreiselbewegung in der Art sehen lässt, dass sich bei tieferer Einstellung der ganze Schnitt, sowie die einzelnen Zellen entgegen dem Zeiger der Uhr im Kreise zu drehen zu scheinen. Krabbe (p. 357 ff.) führt in sehr einleuchtender und sinnreicher Weise theoretisch den Nachweis, dass eine derartige optische

Erscheinung erzeugt werden kann durch eine spiralige Streifung der Membranen, infolge deren das Querschnittsbild bei verschiedener Einstellung sich verlegt und zwar so, dass eine Zelle mit einer spiraligen Streifung im Sinne des Zeigers der Uhr eine scheinbare Bewegung entgegen dem Zeiger der Uhr vollzieht. Die gleichwerthigen Bezeichnungen Krabbe's würden sein: eine Zelle mit rechtsläufiger Spirale dreht im Kreise links. Nun besitzen aber alle fraglichen Zellen bei Anthoxanthum auf der dem Auge zugewandten Seite rechtsaufsteigend gestellte Spalten. Wenn aus der Richtung der Spalten mit Recht auf die Richtung der Micellarstreifung geschlossen werden kann, so müsste diese entgegen dem Zeiger der Uhr verlaufen, und man hätte bei tieferer Einstellung ein scheinbares Kreisen der Schnitte im Sinne des Zeigers der Uhr zu erwarten, während das Gegentheil zur Beobachtung gelangt. Es entsteht demnach ein Widerspruch zwischen der Theorie und dem thatsächlichen Befunde. Wir sahen jedoch bereits oben, dass Spaltenrichtung und Streifung nicht ohne weiteres zusammenfallen. Die Richtung der Spalten ist constant rechtsaufsteigend, einer Spirale entgegen dem Zeiger der Uhr folgend. Die Streifung dagegen wechselt ihre Richtung nach dem Imbibitionszustand der Membran. Nach Wasseraufnahme (deutlicher sichtbar durch Zusatz von etwas Kali) verlaufen die Streifen senkrecht gegen die Spaltenrichtung, spiralig im Sinne des Zeigers der Uhr, d. h. genau so, wie es nach Krabbe's Theorie aus der Kreiselbewegung des Querschnitts zu erwarten ist. Nach Wasserentziehung (deutlicher nach Anwendung des ebenso wirkenden und zugleich aufhellenden Schulze'schen Mazerationsverfahrens) verlaufen die Streifen parallel der Spaltenrichtung, entgegen dem Zeiger der Uhr. Ein Querschnitt durch ein in diesem Zustand befindliches Säulchen müsste also eine scheinbare Drehung im Sinne des Zeigers der Uhr ausführen und in der That: trocknet man einen Querschnitt von Anthoxanthum durch gänzlich wasserfreien Alkohol oder durch Erwärmen aus, so sieht man die Kreiselbewegung abnehmen und schliesslich

aufhören. In einem Falle gelang es nach völliger Wasserentziehung die Kreiselbewegung sich umkehren zu sehen, eine Erscheinung, die nicht anders denn als eine Folge des Wechsels der Streifenrichtung gedeutet werden kann und in vortrefflicher Uebereinstimmung mit Krabbe's Auffassung steht.

Aufschluss über die Grösse des Contractionsvermögens der verschiedenen Elemente giebt die direkte Messung. Nach vielfachen Versuchen gelang es durch die Innehaltung folgenden Verfahrens constante Messungsresultate zu erzielen: Benutzt wurden mechanisch isolierte Zellen aus gleichmässig tief dunkelbraun gefärbten Grannen reifer Früchte. Zur Wasseraufnahme genügen einige Minuten, die zu messenden Objecte wurden 5—10 Minuten der Durchtränkung unterworfen. Mehr Vorsicht erfordert die Trocknung, da sich die Wasserabgabe unter dem Deckgläschen wesentlich langsamer vollzieht und die Sclerenchymzellen so stark hygroskopisch sind, dass schon ein irgend beträchtlicher Wassergehalt der Zimmerluft hinreicht, um messbare Schwankungen herbeizuführen. Zur Wasserentziehung wurden die Objecte je eine Stunde trockenwarmer Luft von 40—50° C. ausgesetzt, darauf wurde gemessen und die Messung nach $^1/_2$ bis 1 Stunde wiederholt. Veränderungen traten dann nicht mehr ein. (Wenn zu erwarten ist, dass wegen der Schwierigkeit der Auffindung des Gegenstandes bis zur Messung einige Zeit verstreichen wird, so empfiehlt es sich, die Wiederaufnahme von Wasser durch Zusatz von Xylol zu verhüten.) Darauf wurde Wasser zugefügt und die Rückkehr zur alten Ausdehnung constatiert. Gemessen wurde mit dem Mikrometer unter Zuhilfenahme eines durch scharfrandige Striche graduierten Deckgläschens.

Die so ausgeführten Messungen ergaben im Mittel für die isolierten Sclerenchymzellen der äussern Schicht, welche durch den grössern Durchmesser und den dorsiventralen Bau kenntlich gemacht sind, eine Contractionsfähigkeit von

7,66 % der Länge, für die Sclerenchymzellen der zweiten, innern Schicht mit kleinerm Durchmesser und allseitigen Tüpfeln eine Contractionsfähigkeit von 10,97 % der Länge. Das unversehrte Säulchen verkürzte sich um 11 %. — Die Contraction der Elemente der innern Schicht ist also grösser als die der äussern und kommt — so gut wie — genau gleich der Contraction des gesammten Säulchens.

b) Mechanik des Bewegungsvorganges. Die Deutung dieses anatomischen Befundes erfordert eine Betrachtung der Bewegungsvorgänge, welche durch das Zusammenwirken der geschilderten Elemente entstehen. Das Säulchen der reifen Granne ist in trockenem Zustande entgegen dem Zeiger der Uhr gedreht, so dass man an den aussen liegenden starken Zellreihen 3—4 Schraubenumgänge abzählen kann. Bei Wasserbenetzung dreht sich das Säulchen auf, verbleibt aber nicht, wie bei den Avena-Arten, in der gestreckten Lage, sondern geht durch diese hindurch und tordiert weiter bis zu 3—4 Umdrehungen im Sinne des Zeigers der Uhr. Sobald wieder Austrocknung eintritt, wird dieselbe Bewegung in umgekehrter Folge bis zur Ausgangsstellung vollzogen. Dieser Vorgang kann sich beliebig oft abspielen, ohne dass Abnahme der Bewegung an Weite oder Energie zu constatieren ist.

Die Beobachtung jüngerer Entwickelungsstadien liefert einen weitern für die Erklärung des Vorganges bemerkenswerthen Unterschied gegenüber den Avena- und Stipa-Grannen. Wählt man aus einem noch völlig in der Blattscheide eingeschlossenen Blüthenstand eine der letztangelegten Blüthen, so findet man an der Hüllspelze eine erst wenige mm lange Granne, deren Elemente zwar schon alle in der Anlage vorhanden, aber noch in vollem Wachsthum und in keiner Weise sclerenchymatisch umgebildet sind. Die künftigen Torsionszellen sind hier noch kurz cylindrisch, nur 2—3 mal so lang als breit,*) mit reichlichem Proto-

*) Anm.: Diese aus Parenchym hervorgehenden, durch horizontale Querwände geschiedenen sclerenchymatischen Zellen können demnach mit Recht auch als „Sclereïden“ bezeichnet werden.

plasma, das eine sehr lebhafte Circulation beobachten lässt, und grossen Zellkernen ausgestattet. Zellwandverdickung und Tüpfel fehlen noch. Torsion ist nicht vorhanden, tritt auch in Alkohol, Kalilauge und bei Austrocknung in Trockenluft nicht ein. Einige Tage später, wenn der Blüthenstand sich mit der Spitze eben aus der Scheide herausschiebt, sind dieselben Zellen mehr gestreckt, etwa 4—5 mal so lang, als breit, im Übrigen aber insbesondere in Bezug auf ihre Membranen unverändert. Nach einigen Tagen hat die Rispe die Scheide verlassen; die jungen Torsionsfasern haben sich weiter gestreckt, führen immer noch als Inhalt lebendes Protoplasma mit Circulation und grossen Zellkernen, die Membranen zeigen jedoch eine schwache Verdickung, rechtsaufsteigende Spaltentüpfel werden sichtbar. In der Aussenzone liegen die Spaltentüpfel einseitig und zwar auf der nach innen gekehrten Seite der Zellen, sie scheinen daher im zusammenhängenden Gewebe beim ersten Anblick linksaufsteigend zu sein, und man muss genau einstellen, um ihre Orientierung richtig zu erkennen. In dieser Ausbildungsphase beginnt die Torsion: die Grannen sind, wenn man die Blüthen von der Spitze nach der Basis der Rispe zu besichtigt, in steigendem Masse gedreht. Die ältesten weisen 2 Umdrehungen im Sinne des Zeigers der Uhr (= Feuchtigkeitslage) auf. Zu beachten ist, dass diese Drehung unveränderlich ist. Wasserentziehung durch Alkohol, durch Austrocknung, Quellung durch Kalilauge ändern nichts an der Lage des noch unfertigen Apparates. Erst im weitern Verlauf der Blüthezeit, wenn der Pollen auszustäuben anfängt und die Grannen den ersten Anflug von rothbrauner Färbung bekommen, treten hygroskopische Bewegungen auf. Jetzt ist die Wandverstärkung schon beträchtlich vorgeschritten, der Protoplast ist im Abnehmen und auf eine wandständige Schicht reduciert, das Zelllumen führt als Hauptinhalt Wasser. Die aus der feuchten Umhüllung der saftreichen Spelzen befreite Granne tordiert zwar langsam und mit geringer Energie, aber doch schon mit der ganzen Ausschlagsweite des vollreifen Zustandes

von 3 Umdrehungen im Sinne des Zeigers der Uhr bis zu drei Umdrehungen entgegen dem Zeiger der Uhr. Die Membran hat somit ihre charakteristischen Eigenschaften gewonnen. Zur endgültigen Fertigstellung der Granne bedarf es nun nur noch einer letzten Vervollständigung der Wandverstärkung, der Vertiefung der Färbung, der Auflösung des protoplasmatischen Inhalts und der Verdunstung des Wassers.

Die Anlagerung der die Wandverdickung aufbauenden Micellen hat sich im lebenden saftführenden Gewebe vollzogen. In der Form, in der wir die Granne und ihre Elemente am Ende ihrer eigentlichen Wachsthumsperiode vorfinden, ist sie gewachsen, und dieser Form entsprechend haben ihre Elemente sich gestaltet. Diese Lage, welche der Feuchtigkeitsstellung der Granne der vollreifen abgeworfenen Frucht entspricht, wird als Ruhelage anzusehen sein, sie wird der Versuch einer Erklärung des Bewegungsvorganges als Ausgangspunkt benutzen müssen.

Dass die Einzelzellen ein Torsionsbestreben besitzen, konnte bei Anthoxanthum ebenso sicher beobachtet werden, wie bei Avena und Stipa. Die Richtung der Bewegung zeigt dieselbe gesetzmässige Constanz und die gleiche Übereinstimmung zwischen dem Verhalten der isolierten Elemente und der ganzen Granne. Es wird demnach für die Richtung der Torsion auch in diesem Falle die den Gliedern beider mechanischen Zonen gemeinsame und bei beiden gleichsinnige Eigentorsion massgebend sein. Jedoch auch die Torsion selbst, nicht nur ihre Richtung, dürfte ihren ersten und wichtigsten Grund in der Eigentorsion der Elemente haben. Dieselben haben beim Wechsel der Feuchtigkeit das Bestreben, ihre Lage zu ändern und zwar alle in gleicher Weise. Sie stehen aber im Zellzusammenhange, der in der tordierenden Granne durchaus gewahrt bleibt. Eine Formveränderung der Glieder kann also nur dann erfolgen, wenn die Form des ganzen Organs entsprechend geändert wird. Zeichnet man z. B. auf einen

Gummischlauch (ein Beispiel, das auch Steinbrinck benützt) die Sclereïdenreihen und dreht den Schlauch dann analog dem Säulchen einer Granne, so erkennt man, dass dadurch die eingezeichneten Zellen in die Lage einer mässigen Torsion gebracht werden. Ganz ebenso — nur in umgekehrter Folge — verläuft der Vorgang in der Granne; die Zellen suchen dem in ihrer Micellarstructur basierenden Torsionsbestreben zu genügen, so weit es der Zellzusammenhang gestattet, und geben dabei dem ganzen Organ die Schraubenform.

Der Antagonismus in der Quellbarkeit verschiedener tangentialer Schichten, den Zimmermann, Eichholz und Steinbrinck überall da, wo er vorkommt, als Hauptursache der Torsion in Anspruch nehmen, dürfte vielleicht eher als ein die Torsion unterstützender Nebenvorgang anzusehen sein. Dass solche Differenzen der Quellbarkeit innerhalb eines geschlossenen Körpers thatsächlich Torsion herbeiführen können, hat in überzeugender Weise Schwendener (1898)[18]) experimentell nachgewiesen: ein Hohlcylinder, der aus Eisen, Zink und Messing in der Weise hergestellt ist, dass jedes Metall ein Drittel des Querschnittes einnimmt, zeigt bei Erwärmung zugleich Krümmung und Torsion. Für die vorliegende Frage könnte der Versuch vielleicht mit Vortheil dahin abgeändert werden, dass man dünne Bleche von Metallen mit möglichst differentem Ausdehnungscoëfficienten in Röhrenform übereinander walzt; die aufeinander folgenden Metalllagen würden dann die Zonen verschiedener Quellbarkeit darstellen.

Die Betheiligung des Antagonismus der Contractionsgrössen am Torsionsvorgang könnte bei Anthoxanthum etwa in folgender Art gedacht werden: Ausgangspunkt der Bewegung ist — nach Massgabe der oben geschilderten Entwickelung — die Feuchtigkeitslage. Das Säulchen ist in drei Umgängen gedreht im Sinne des Zeigers der Uhr, die Sclereïden sind zu Schraubenlinien angeordnet, und zwar verlaufen die Schraubenlinien der äusseren Zone auf einem

Cylindermantel von etwas grösserem Radius, die der innern Zone auf einem Cylindermantel von entsprechend kleinerem Radius, die äussern Schraubenlinien sind demnach länger. Die eintretende Austrocknung wirkt nun nicht gleichzeitig auf alle Elemente, sondern von aussen nach innen fortschreitend. Die äussere Schicht, deren Contractionsvermögen an sich geringer ist, contrahiert sich zuerst und wird gegenüber der in diesem Stadium als Widerstandsschicht wirkenden zweiten Zone eine kürzere Lage zu gewinnen streben, d. h. aus der Schraubenlinie überzugehen suchen zur Graden und zwar entsprechend der Richtung der Eigentorsion der Elemente durch Torsion des Säulchens entgegen dem Zeiger der Uhr bis zur Strecklage unter Ueberwindung des anfänglichen Widerstandes der an Gliederzahl und mechanischer Wandmasse schwächeren Innenzone. Unterdessen ist die Austrocknung bis zur zweiten Schicht vorgedrungen. Die Contractionsfähigkeit derselben übertrifft die der Aussenzone, sie sucht also das Säulchen noch weiter zu verkürzen und, wie die Messung ergiebt, wird das Säulchen in der That schliesslich um den vollen Betrag der Contractionsmöglichkeit der Innenzone verkürzt. Dadurch erhalten die Elemente der Aussenzone einen neuen Antrieb durch die Strecklage hindurch zu tordieren; um dem durch die Innenzone ausgeübten Zug auszuweichen, orientieren sie ihre nunmehr zu lang werdenden graden Reihen in Schraubenlinien, die der Tendenz der Eigentorsion weiter folgend entgegen dem Zeiger der Uhr verlaufen. Der aus der stärkern Längenabnahme der innern Sclereïden sich ergebende Zug kann dann wohl gleichzeitig dazu dienen, das Säulchen in dieser gespannten Lage festzuhalten. — Wiedereintretende Befeuchtung führt Entspannung und Rückkehr in die Ruhelage herbei.

Zu beobachten ist noch, dass das Säulchen nicht sofort nach dem Zutritt des Wassers die Rückdrehung beginnt, sondern erst nach einer kurzen Einwirkungszeit desselben. Ja man bemerkt, dass die Endborste, an der auch geringe Bewegungen des Säulchens wie an einem Zeigerarm abge-

lesen werden können, sogar noch etwas entgegen dem Zeiger der Uhr zurückgeht und nach einigem Schwanken erst die erwartete Richtung einschlägt: die infolge Wasseraufnahme sich bereits verlängernden Elemente der Aussenzone werden von der noch nicht verlängerten innern Zelllage festgehalten und suchen sozusagen einen Ausweg, den sie nicht finden können, bevor die Innenzone vom Wasser erreicht worden ist und sich auszudehnen begonnen hat.

c) Das Knie der Granne. Die Bewegungsvorgänge im Säulchen der Granne von Anthoxanthum werden begleitet von einer zweiten hygroskopischen Bewegung, der Beugung und Streckung des Knies, das sich an der Grenze zwischen Säulchen und Endborste befindet. Der Querschnitt durch das Knie (s. Fig. 6) lässt sehen, dass die Gruppierung der Zellen im Vergleich zum Säulchen eine Aenderung erfahren hat. Die Sclerenchymzellen bilden keinen geschlossenen Ring mehr, sondern sind in zwei Gruppen getrennt durch Parenchym und Gefässbündel. Die in Fig. 6 obenliegende Gruppe enthält die Elemente grössten Durchmessers, sie sind wesentlich hellfarbiger, als die ihnen gegenüberstehende Gruppe engerer und dunklerer Zellen. Es gelingt dadurch, beide Zellformen in der Längsansicht zu unterscheiden. Die durch dunklere Zellwände gekennzeichnete Gruppe enthält Sclereïden, die in ihrem Bau der äussern und innern Zone des Säulchens entsprechen. Diejenigen mit einseitiger Tüpfelreihe (= äusserer Zone) besitzen eine Quellbarkeit von 7—8 %, diejenigen mit allseitig orientierten Tüpfeln (= innerer Zone) eine solche von ca. 11 %. Wir haben also in ihnen nur die Fortsetzung und Endigung der Sclereïdenreihen des Säulchens vor uns. Die gegenüber liegende Gruppe weiterer und hellerer Elemente besteht aus unter sich gleichartigen Sclerenchymzellen mit einseitiger Tüpfelreihe und einem an die äussere Zone des Säulchens erinnerndem Bau. Ihre Quellbarkeit ist aber erheblich grösser, sie steigt bis 15 % und beträgt im Mittel der Messungen 14 %.

Die Erklärung des Beugungsvorganges ist damit gegeben. Die letztbeschriebene Zellgruppe liegt, wie man mit Hilfe der helleren Färbung und des stärkeren Durchmessers ihrer Glieder bei schwacher Vergrösserung an der unversehrten Granne constatieren kann, in der Kehle des Knies. In allen jüngeren Phasen, solange das Wachsthum anhält, ist das Knie gestreckt, erst nach der Auflösung des Protoplasmas, mit Beginn der Austrocknung, wird die Beugung bemerklich. Die Seite, an der die stärker schrumpfenden Elemente liegen, wird stärker verkürzt, die Elemente der Gegenseite dienen als Widerstandspfeiler, das Organ wird gebeugt. — Man kann vermuthen, dass die durchgreifende Mittellage parenchymatischer Zellen die Krümmungsbewegung als elastische Zwischenschicht oder nach Art eines Scharniers erleichtert.

d) Die grade Endborste enthält prosenchymatische spitzauslaufende Zellen, welche das von wenig Parenchym begleitete, nach dem Grannenende zu immer mehr verarmende Gefässbündel umgeben. Die äussern Fasern weisen eine excentrische Wandverdickung auf, die innern sind gleichmässig verdickt. Deutliche Spaltentüpfel fehlen, die Contractionsfähigkeit ist gering und lässt Differenzen nicht erkennen. Mit der Funktion dieses Grannenabschnittes steht das im Einklang, er dient lediglich dazu als Hebelarm die Torsion des Säulchens zur Wirkung zu bringen.

e) Die zweite Granne von Anthoxanthum, die etwas über der Mitte der dritten Hüllspelze inseriert ist, ist gerade und nicht tordiert. Ihr Bau erinnert, analog der ähnlichen Funktion, sehr an den der Endborste der ersten Granne. Auch hier finden wir aussen Sclerenchymfasern mit excentrischer Wandverdickung, innen andre im allgemeinen schwächere von gleichmässiger Wandstärke. Beide haben schrägzugespitzte Endigungen; hier und da sind spärliche Spaltentüpfel zu beobachten, die eine bestimmte Anordnung nicht erkennen lassen. Hygroskopische

Bewegungen sind nicht vorhanden. Diese Granne dient der ersten als Widerlager und bedarf dazu bloss der einfachen mechanichen Verstärkung.

2. Anthoxanthum Puelii, Deschampsia flexuosa, D. caespitosa, Arrhenatherum elatius, Trisetum pratense, Holcus lanatus, H. mollis, Alopecurus pratensis, Corynephorus canescens.

a) Anthoxanthum Puelii. Die Granne von Anthoxanthum Puelii Lecoq u. Lamotte stimmt in ihrem Bau und ihrem Verhalten mit der von A. oderatum in allen Punkten überein.

b) Deschampsia flexuosa. Deschampsia flexuosa Trin. trägt am Grunde der Deckspelze eine gekniete und gedrehte Rückengranne. Der Querschnitt zeigt einen äussern an beiden Seiten unterbrochenen Ring ungleichseitig verdickter Sclerenchymzellen. Die beiden Hälften des Ringes werden verbunden und gestützt durch eine mittlere Gruppe von Sclereïden mit central gelegenem Lumen, welche das kleine Gefässbündel in sich eingeschlossen haben. Rechts und links von dieser Brücke liegt, den übrigen Raum ausfüllend, je ein Parenchymstrang. Beim Wechsel der Einstellung dreht sich das Bild des Schnittes sowie die Querschnittsbilder der einzelnen Sclereïden und zwar beim Übergang zu tieferer Einstellung — in Wasser oder Glycerin — entgegen dem Zeiger der Uhr, wonach ganz wie bei Anthoxanthum auf das Vorhandensein einer im Sinne des Zeigers der Uhr verlaufenden Streifung zu schliessen ist.

Die Tüpfel der mit mehr oder weniger horizontalen Querwänden aneinanderschliessenden Elemente der Aussenzone liegen einseitig an der schwächern Innenwand. Fig. 7. giebt eine vollständige derartige Zelle wieder in ihrer natürlichen Feuchtigkeitslage. Sie lässt in derselben Weise, wie bei Anthoxanthum, an dem Verlauf der Tüpfelreihe ihre Torsion erkennen. In der gezeichneten Zelle liegen die

mit rechtsaufsteigenden Spalten mündenden Tüpfelcanäle am untern Ende auf der linken Wand, sie treten von da nach hinten (!) auf die dem Beschauer abgewendete (!) Zellseite und von dieser hinüber zur rechtsliegenden Wand; die Ab- und Zunahme der Wandstärke stimmt damit überein. Die Sclereïde ist im Sinne des Zeigers der Uhr senkrecht zur Tüpfelrichtung gedreht. Trocknet man die Zelle aus, so nimmt sie die entgegengesetzte Lage ein. Zusatz von Kalilauge prägt die Feuchtigkeitslage schärfer aus, chlors. Kali und Salpetersäure die Trockenlage. Der centrale Träger des Aussenringes besteht aus Sclereïden, deren Bau dem der zweiten Zone bei Anthoxanthum durchaus gleicht. Die rechtsaufsteigenden Tüpfelspalten liegen allseitig (in Fig. 8 sind die auf der oben liegenden Wand dunkler wiedergegeben).

Auch bei Deschampsia flexuosa ist die Contractionsfähigkeit dieser innern Elemente grösser als die des Aussenringes. Die Messungen ergaben für die innern Sclereïden eine Verkürzung und Verlängerung von 8 bis 8,5 %, für die äussern von 4,5 bis 5 %. Das geschlossene Säulchen contrahiert sich um 8,6 %. Wiederum kommt also die Gesammtverkürzung des Säulchens der Verkürzung der innern Zone gleich.

Die Aehnlichkeit, welche die Granne von Deschampsia flexuosa in ihrem anatomischen Bau mit Anthoxanthum besitzt, kommt auch in der Art ihrer hygroskopischen Bewegungserscheinungen zum Ausdruck. Die Lage, welche das Säulchen in feuchtem Zustand einnimmt, ist auch hier eine im Sinne des Zeigers der Uhr mehrfach tordierte, Wasserentziehung führt dieselbe durch die Strecklage hindurch über in eine Torsion entgegen dem Zeiger der Uhr. — Nach allem beruht bei den Grannen beider Gattungen die Torsion auf den nämlichen Principien. Abweichend ist nur die excentrische Verdickung der sonst analog gestalteten Elemente der Aussenzone.

Statt der fehlenden zweiten Granne wird bei Deschampsia flexuosa die Spitze der Deckspelze als Widerlager für die

kreisende Endborste benützt. Die letztere ist in trockenem Zustand durch ein Kniegelenk annähernd rechtwinklig gegen das Säulchen gestellt. Eine an der concaven Seite der Beugungsstelle befindliche Gruppe kräftig verdickter Sclerenchymzellen von höherer Quellbarkeit ist auch hier die bewegende Ursache. In derselben Weise wie bei Anthoxanthum wird die Bewegung des Knies dadurch erleichtert, dass eine durchgreifende Mittelschicht zartwandigen elastischen Parenchyms vorhanden ist.

Entsprechend der geringen Grösse des ganzen Apparates ist die entwickelte Kraft geringer als bei Anthoxanthum.

c) Deschampsia caespitosa. Noch kleiner und zarter ist die Granne von Deschampsia caespitosa Beauv. Sie ist wenig gebogen und am Grunde kaum merklich gedreht, sodass sie zur floristischen Unterscheidung von D. flexuosa auch direkt als gerade und nicht gedreht beschrieben wird. Nur im untersten Theil der Granne, dicht über der Insertion, finden sich torsionsfähige Sclereïden mit rechtsaufsteigenden spiralig angeordneten Spalten. — Die ganze Granne kann einer unvollkommen entwickelten und darum unvollkommen funktionierenden Granne der andern Art verglichen werden.

d) Arrhenatherum elatius. Die Granne der Deckspelze von Arrhenatherum elatius M. u. K. ist von Zimmermann, Eichholz und Steinbrinck untersucht. Zimmermann (p. 550 u. 575) sieht in dem Torsionsbestreben der äussern und dem starken Contractionsbestreben der innern Elemente des Stereoms die Ursache der Torsion; dieser Auffassung stimmt Steinbrinck zu (1888, p. 397), während Eichholz (p. 554) allein die Eigentorsion in Betracht zieht.

Ein Gegensatz in der Contractionsgrösse der innern und äussern Elemente ist allerdings vorhanden. In dem Stereom ist eine äussere Schicht schwächerer Elemente von geringerer Quellbarkeit zu unterscheiden von den innern stärkern Zellen, die eine bedeutend grössere Contractionsfähigkeit besitzen. Die Elemente beider Zonen aber haben gleich-

sinnige Eigentorsion, bei Wasseraufnahme im Sinne des Zeigers der Uhr, bei Wasserentziehung entgegengesetzt. Diese Torsionstendenz sämmtlicher Elemente bietet für sich allein eine zureichende Erklärung für die Torsion des Organs dar und dürfte auch hier wohl als eigentliche und erste Ursache derselben anzusehen sein, während die Quellungsdifferenzen den Vorgang unterstützen.

Zu betonen ist, dass die Feuchtigkeitsstellung die — mitunter ganz leicht überdrehte — Strecklage ist, in der man die Granne auch in jüngeren Stadien heranwachsen sieht.

Im Knie scharen sich die stärker quellbaren Elemente auf der Innenseite zusammen und bewirken so die Beugung.

e) Trisetum pratense. Die zartgebaute Rückengranne von Trisetum pratense Pers. zeigt dieselbe T-förmige Anordnung des Stereoms, wie die Avena-Arten und Arrhenatherum. Die beiden äusseren Bögen sind bekleidet von einer Schicht farbloser spitzauslaufender Sclerenchymfasern, die fast gar nicht contractionsfähig sind und keine Eigentorsion besitzen. Nach innen folgen gebräunte excentrisch verdickte Sclereïden mit graden oder schwachgeneigten Querwänden, die stärksten derselben bilden die Mittelwand. Sie besitzen rechtsaufsteigende Spaltentüpfel, tordieren bei Austrocknung und sind in hohem Grade contractionsfähig, bis zu 20%. Ob die den höchsten Betrag der Verkürzung aufweisenden Elemente gerade die innersten sind, konnte nicht ganz sicher festgestellt werden.

In feuchtem Zustande ist die Granne gestreckt. Die Krabbe'sche Kreiselbewegung der Querschnitte ist bei Trisetum pratense wie bei Arrhenatherum elatius in Wasser nicht sichtbar. — Auch in diesem Falle wird anzunehmen sein, dass die Torsion des Säulchens eingeleitet und bewirkt wird durch die Eigentorsion der Elemente der gesammten innern Masse; wenn infolge eintretender Wasserabgabe die innere Säule sich verkürzt, so werden die unverkürzt bleibenden Sclerenchymfasern der Aussenschicht eine Lage aufsuchen, die die entstehende Längendifferenz ausgleicht. Sie finden

dieselbe bei der Torsion des Säulchens, indem sie als äusserste Schicht die Schraubenlinien von grösstem Radius bilden. — Aus dem gleichen Grunde erscheint es vortheilhaft, wenn auch die übrigen Elemente so angeordnet sind, dass die am meisten contrahierbaren der Drehungsaxe zunächst liegen, hier wie in anderen Fällen.

Im Knie der Granne von T. pratense treten wieder stärker schrumpfende Elemente auf der einen Seite zusammen und bewirken gegen den Widerstand der nicht contrahierbaren Sclerenchymfasern die Beugung.

f) Holcus lanatus. Die Deckspelze der obern männlichen Blüthe im Scheinährchen von Holcus lanatus L. trägt rückwärts etwas oberhalb der Mitte eine kleine Granne, die im Gegensatz zu der geknieten Granne von H. mollis als hakig gebogen beschrieben wird. Sie ist ganz ebenso gekniet wie die Granne der Schwesterart, nur ist die Endborste so kurz, dass sie als grader Endtheil vom Kniebogen sich kaum merklich abhebt. Der untere Theil der Granne ist in trockenem Zustand entgegen dem Zeiger der Uhr tordiert; nach Befeuchtnng dreht sich die Granne durch die grade Stellung hindurch im Sinne des Zeigers der Uhr, das Knie streckt sich. Die hygroskopischen Funktionen sind genau die gleichen, wie bei den grössern drehenden Grannen, bloss schwächer.

Der Querschnitt zeigt stärkere, dunklere, concentrisch verdickte Elemente in ungefähr T-förmiger Anordnung, umgeben von einer einfachen Schicht hellerer, schwächerer, excentrisch verdickter Elemente. Bei tieferer Einstellung scheint der Schnitt in Wasser sich entgegen dem Zeiger der Uhr zu drehen: Streifung im Sinne des Zeigers der Uhr. In der Längsansicht findet man, dass die innern Elemente gerade bis schwach geneigte Querwände und allseitige rechtsaufsteigende spiralig angeordnete Spalten haben. Die helleren Elemente der Aussenzone sind englumig, spitzendigend, bastfaserähnlich. Der gerade Endtheil wird ausschliesslich aus diesen gebildet.

g) Holcus mollis. Einen ganz analogen Bau hat die etwas kräftigere und deutlicher gekniete Granne von Holcus mollis L. Auch hier ist eine innere Gruppe von starken, mit allseitigen rechtsaufsteigenden Spaltentüpfeln versehenen Sclereïden mit Eigentorsion umgeben von bastfaserähnlichen, nicht tordierenden Elementen. Die Torsionserscheinungen, das Verhalten gegen Kalilauge sind die bekannten. — Die Contractionsfähigkeit der innern Elemente beträgt im Mittel der Messungen 12—13% und zwar scheinen die am stärksten contrahierbaren Zellen der Axe zunächst zu liegen.

h) Alopecurus pratensis. An dem Aufbau der nicht nur gekniеten sondern ebenfalls tordierenden Granne von Alopecurus pratensis L. nehmen dreierlei Elemente theil. Erstens einige concentrisch verdickte Sclerenchymzellen mit allseitigen, rechtsaufsteigenden, spiralig gestellten Tüpfeln und Eigentorsion, die zu innerst liegen; unter diesen tritt auf dem Querschnitt das in der Mitte liegende Element als das weiteste hervor. Diese Innengruppe umgiebt eine Mehrzahl excentrisch verdickter Sclereïden mit einseitiger, rechtsaufsteigender Spaltenreihe und Eigentorsion. Zu äusserst folgen spitz auslaufende, bastfaserähnliche Elemente, die denen der Endborste gleichen. — Das Säulchen und seine Sclereïden sind in feuchtem Zustand gestreckt; die Krabbe'sche Kreiselbewegung des Querschnitts ist in Wasser nicht sichtbar. — Gute Schnitte durch das Knie gelangen nicht, jedoch war zu erkennen, dass eine einseitige Anhäufung contractionsfähiger Elemente auch bei Alopecurus vorhanden ist.

i) Corynephorus canescens. Interesse erweckt durch ihr eigenartiges Aeussere noch die Granne von Corynephorus canescens Beauv. Die in dem Ährchen vorhandenen beiden Zwitterblüthen sind beide am Grunde der Deckspelze begrannt. Das dunkelbraune Säulchen der Granne und die ungefärbte, am Grunde dünne und nach vorn keulig ver-

breiterte Endborste sind scharf gegen einander abgesetzt, das Ende des Säulchens wird von einem aus kurzen starken Haaren gebildeten Borstenkranz gekrönt. Lufttrocken ist das Säulchen nur ganz schwach entgegen dem Zeiger der Uhr gedreht, die Endborste ist wenig geneigt. In Trockenluft verstärkt sich die Torsion bis zu 3 Umdrehungen, die Beugung des Knies wird annähernd rechtwinklig. Befeuchtet tordiert das Säulchen rasch im Sinne des Zeigers der Uhr durch die grade Stellung hindurch wieder bis zu 3 Umdrehungen, das Knie wird gestreckt.

Nach Aufbau und Zusammensetzung kommt das Säulchen dem der Ruchgras-Granne sehr nahe. Auf einen äussern Ring tiefdunkelbrauner Elemente mit einseitiger Tüpfelreihe folgt ein zweiter von geringerer Gliederzahl, aus helleren, etwas schwächeren Sclereïden mit allseitigen Spalten bestehend. An den mit einseitiger Tüpfelreihe versehenen Zellen kann man deutlich die Eigentorsion in Wasser beobachten; nach Zusatz von Kalilauge erscheint die von Anthoxanthum her bekannte Bandleiste. Die Krabbe'sche Bewegung des Querschnitts ist vorhanden. — Die Contractionsfähigkeit der Elemente der äussern Zone beträgt im Mittel 6,4%, die der innern 9,7%, dasselbe Verhältniss also wie bei Anthoxanthum.

Einige der dunklen sclerenchymatischen Zellreihen treten in die Basis der Endborste ein, auf sie dürfte die Beugung des Knies zurückzuführen sein.

3. Zusammenfassung der hauptsächlicheren anatomischen Resultate.

1. Die hygroskopische Torsion der untersuchten Gramineen-Grannen wird bewirkt durch die Eigentorsion der Elemente ihres Stereoms, Unterschiede im Contractionsvermögen verschiedener Zonen desselben unterstützen den Vorgang.

2. In allen beobachteten Fällen ist die Eigentorsion der Elemente und die Torsion der Granne gleichgerichtet.

3. Überall da, wo Differenzen der Contractionsgrösse zwischen verschiedenen Zonen einer Granne zur Beobachtung gelangt sind, bestätigt sich die Regel, dass die Contractionsgrösse von aussen nach innen zunimmt.

4. Wenn Zellen mit einseitig stärkerer Verdickung der tangentialen Wände auftreten, so bilden sie die äusserste der hygroskopisch wirksamen Zonen.

5. Die auf den Wänden der hygroskopischen Elemente stets auftretenden Spaltentüpfel sind bei allen untersuchten Arten constant rechtsaufsteigend und zu entgegen dem Zeiger der Uhr laufenden Spiralen angeordnet. Wenn Elemente mit einseitiger Spaltenreihe und solche mit allseitig vertheilten Spalten zusammen vorkommen, so liegen die letzteren der Axe zunächst. — Ringförmige Anordnung der Spaltenrichtung und linksaufsteigende Spalten fehlen den hier betrachteten Formen.

6. Die Wände der hygroskopischen Elemente besitzen eine spiralige Streifung, welche parallel der Spaltenrichtung oder senkrecht zu derselben verläuft, jenachdem ob die Zellwand in trockenem oder gequollenem Zustand ist.

Mit der Torsionsrichtung fällt diese Streifung immer zusammen.

7. Die Beugung des Knies der Grannen wird durch einseitige Zusammenordnung von Elementen höherer Contractionsfähigkeit bedingt.

III. Beobachtungen und Bemerkungen über den biologischen Werth der in Theil II untersuchten Grannen.

1. Die bisher gegebenen Erklärungen.

Anknüpfend an die ruckweisen, hüpfenden Bewegungen, welche eine Anzahl der mit drehbaren Grannen ausgerüsteten Grasfrüchte ausführt, wird von den Autoren als Funktion derartiger Grannen die active Fortbewegung der Frucht in Anspruch genommen. Bei Arrhenatherum elatius und

Avena pratensis erfolgt durch die Rotation des geraden Endtheils der geknieten Granne beim Wechsel der Feuchtigkeit eine rollende Bewegung der Frucht über die Unterlage hin. Gesetzt den Fall, dass der Feuchtigkeitswechsel sich oft wiederholt, so erscheint eine Vorwärtsbewegung um eine in Betracht kommende Strecke wohl denkbar. Bei Avena sterilis kommen etwas kräftigere Bewegungen dadurch zu stande, dass immer zwei begrannte Spelzen vereint bleiben. Die beiden kräftigen Grannen kreuzen sich bei der Rotation mitunter — nicht regelmässig, häufiger laufen sie hintereinander ohne sich zu kreuzen — und drücken dann gegeneinander, bis sie mit einem Ruck abgleiten; der dadurch ausgelöste Stoss vermag die Frucht ein Stückchen fortzuschleudern. Die beiden Grannen rotieren übrigens nicht, wie Kerner (Bd. II. p. 781) angiebt, in entgegengesetzter Richtung, sie würden sich dann nie kreuzen können (eine einfache Darstellung ihrer Bahnen durch zwei sich schneidende Kreise ergiebt das), sondern sie bewegen sich ihrem congruenten Bau entsprechend gleichsinnig. Gerade dadurch wird es ermöglicht, dass sie sich gelegentlich einmal begegnen.

Als eine zweite Funktion der drehbaren Grannen wird das selbstthätige Einbohren der Früchte in das Keimbett angegeben. Kerner beschreibt den Vorgang ausführlich bei Stipa und lässt dasselbe für Aristida und Heteropogon gelten: Die mit einem harten spitzen Callus versehene Fruchtbasis wird durch die variierenden Bewegungen der hygroskopischen Granne, die sich ihrerseits an benachbarte Pflanzen oder an den Boden selbst anstemmt, in die Erde gedrückt und dort durch die an der Basis angebrachten, rückwärts gerichteten, steifen Haare festgehalten. Hackel giebt an, dass dasselbe auch an Avena fatua u. barbata beobachtet sei, während Ludwig auch Trisetum, Anthoxanthum, Deschampsia, Lagurus, Gastridium, Arrhenatherum, Avena brevis, A. sterilis hierher rechnet.

Da an denselben Stellen erwähnt wird, dass solche

„Bohrfrüchte“ in das Vliess von Schafen und durch dieses bis tief in den Körper einzudringen vermögen, (Stipa, Aristida, Heteropogon) ist es vielleicht nicht überflüssig zu betonen, dass derartiges mit den hygroskopischen Eigenschaften der Grannen nicht zusammenhängen kann. Die langen leichtabbrechenden Grannen dürften von dem angegriffenen Tier wohl stets sehr bald abgestreift werden. Die Bemühungen der Schafe, sich von dem eingespiessten Fremdkörper durch Scheuern und Reiben zu befreien, und die unwillkürlichen Bewegungen, die der Schmerzreiz in Haut und Muskulatur auslöst, liefern das Agens für das Eindringen der Frucht, die vermittelst ihrer rückwärts gerichteten Haarborsten durch ihre in fortwährender Unruhe befindliche Umgebung passiv vorwärts geschoben wird.

Über eine dritte Funktion drehbarer Grannen, auf die unten näher eingegangen werden wird, findet sich bei Kerner eine Bemerkung, nach der Andropogon Ischaemum und Avena pratensis sich mit Hilfe ihrer hygroskopischen Grannen aus den Hüllspelzen lösen.

B. Schmid[26]) hat in seiner Untersuchung über den Bau und die Funktion der Grannen unserer Getreidearten alle Gramineengrannen, sogar Grannen, die so specielle Umformungen zur Anschauung bringen, wie z. B. die von Stipa, für die Mitwirkung bei der Transpiration (so auch A. Zoebl und C. Mikosch[27]) bei Gerste), Assimilation und Athmung in Anspruch genommen. Zu bestätigen ist, dass alle tordierenden Grannen, deren Jugendstadium untersucht wurde, Spaltöffnungen und chlorophyllführendes Parenchym besassen; für metamorphe Blattorgane ist das auch nicht anders zu erwarten. Dass solche Organe ihrer ursprünglichen Aufgabe noch nachkommen werden, soweit und solange es die Anpassung an ihre besondere Aufgabe gestattet, ist ebenfalls zuzugeben. Nur erscheint es unthunlich, der Sache die Wendung zu geben, als ob die eigentliche und Hauptfunktion dieser und andersartiger Gramineengrannen in der Teilnahme an der Ernährung zu

erblicken sei; denn es ist gewiss nicht naheliegend, dass die Pflanze so specifische und oft recht complicierte Apparate zur Entwicklung bringen wird, um einem Bedürfniss zu entsprechen, dem durch eine einfache Vergrösserung der Blattfläche um geringen Betrag viel leichter genügt werden könnte.

2. Kritische Prüfung dieser Erklärungen durch Versuche und Beobachtungen.

Unter den einheimischen und der Beobachtung leicht zugänglichen Formen zeigt Anthoxanthum (odoratum und Puelii ohne Unterschied) besonders lebhafte und ausgiebige hygroskopische Bewegungen, sodass man hier am ehesten erwarten kann, die biologischen Ursachen der eigenartigen Umbildung zu erkennen.

a) Active Fortbewegung. In der trockenen Scheinfrucht von Anthoxanthum findet sich das Säulchen nach obiger Beschreibung entgegen dem Zeiger der Uhr gedreht vor, das Knie ist nahezu rechtwinklig gebeugt. Bei Befeuchtung tordiert das Säulchen im Sinne des Zeigers der Uhr, die kreisende Endborste kreuzt die nicht hygroskopische zweite Granne, drückt gegen sie, biegt sie etwas und gleitet unter plötzlicher Entspannung ab. Der so entstehende Stoss ist kräftig genug, um die Scheinfrucht*) in flachem Bogen ein Stückchen wegzuschleudern. Die Streckung des Knies folgt der Drehung des Säulchens nach oder fällt mit dem Ende derselben zusammen. Beim Wiederaustrocknen wiederholt sich der Vorgang. Da das Säulchen zwischen den langen Haaren der Spelzenbasis und durch die Nachbarschaft der durchnässten Spelze sich oft länger feucht erhält, erfolgt jetzt die Beugung des Knies vielfach im Anfang der Bewegung, die Endborste kreist zurück und

*) Anm.: Der Kürze halber wird im Folgenden die „Scheinfrucht“ von Anthoxanthum, also die von der 3. und 4. Hüllspelze umgebene Spelzfrucht, als „Frucht“ schlechthin, im biologischen Sinne, bezeichnet werden.

kreuzt wieder die zweite Granne, ein neuer Abstoss kommt zu Stande.

Der Sprung ist meist nur einige cm lang, bei kräftigen Exemplaren etwa 5 cm; immerhin ist das soviel, dass eine Reihe derartiger Sprünge die Frucht um einen wesentlichen Betrag von der Stammpflanze wegführen könnte. Nur müssten dazu zwei Voraussetzungen erfüllt werden: es muss eine ganze Folge von Sprüngen eintreten, und diese müssen die Frucht in einheitlicher Richtung fortbewegen. Beides ist jedoch unter natürlichen Bedingungen nicht gegeben. Wenn die Sprünge der Frucht irgend erheblich sein sollen, so gehört dazu ein scharfer Wechsel zwischen Feuchtigkeit und Trockenheit, wie er in der Natur auf dem Boden von Wiesenland oder andern Orten, wo Anthoxanthum sich ansiedelt, nur ausnahmsweise, im besten Falle vielleicht einige Male innerhalb eines für die Aussaat in Betracht kommenden Zeitraums vorkommen kann. Eine allmähliche Ab- und Zunahme des Feuchtigkeitsgrades bewirkt eine entsprechend allmähliche Drehung, durch die es nur zu Lagenänderungen der Frucht, nicht zu einer Fortbewegung vom Ort gebracht wird. Durch Aussaat-Versuche lässt sich das konstatieren. Sät man trockene Früchte auf feuchten Boden, so sieht man wohl vereinzelt einmal einen kleinen Sprung, wenn eine Frucht gerade günstig mit der Granne auf eine nassse Bodenkrume zu liegen gekommen ist, im allgemeinen beobachtet man aber nur ein Hin- und Herwenden und Umwälzen der Früchte, die die Feuchtigkeit nach und nach ansaugen. Fällt eine Frucht direkt in einen Wassertropfen, so geht die Drehung freilich auf das rascheste vor sich, die Kraft des Stosses genügt aber nicht, um das Früchtchen von dem Wassertropfen loszulösen, und die Fortbewegung unterbleibt gänzlich. Das Resultat wird nicht besser, wenn man Früchte auf trockenen Boden bringt und dann regenartig besprengt. Lässt man unter Ausschluss künstlicher Mittel darauf den Boden abtrocknen, so ergeben sich wieder nur leichte Bewegungen. Eine vermehrte Anstellung solcher Versuche bestätigt immer dasselbe, dass

deutliche Sprünge von wesentlicher Weite unter der Natur angepassten Verhältnissen im allgemeinen nicht erzielt werden; besonders günstige Umstände (z. B. direkter Sonnenschein unmittelbar nach kurzem Regen, der rasch aufgetrocknet wird, bei nicht geschlossenem Rasenstande) werden keinesfalls so oft zusammentreffen, dass eine Kette von Sprüngen entsteht.

Aber selbst, wenn dem so wäre, würde noch kein nutzbarer Erfolg eintreten, denn auch die zweite Bedingung wird nicht erfüllt: die aufeinander folgenden Sprünge sind nicht gleichgerichtet. Es wurden Anthoxanthumfrüchte auf grosse Bogen Fliesspapier gelegt und abwechselnd durchfeuchtet und der Austrocknung überlassen. Der Weg, den die lebhaft springenden Früchte zurücklegten, wurde durch eine Bleistiftlinie festgehalten. Es ergab sich durchweg, dass keine der Früchte nach zahlreichen Sprüngen sich erheblich vom Nullpunkt entfernt hatte. Die Sprünge geschahen kreuz und quer, vor und zurück, ohne jede Richtung und führten die Früchte schliesslich nicht weiter vom Ausgangspunkte weg, als es durch blosses Herabfallen vom schwankenden Halm auch geschehen würde.

Die Beobachtungen an den andern untersuchten Grasfrüchten, deren Bewegungen an Intensität hinter Anthoxanthum zurückstehen, lieferten dementsprechend noch weniger ein Resultat, aus dem auf eine Funktion der drehbaren Granne als eines aktiven Fortbewegungsmechanismus mit Recht geschlossen werden könnte. Es muss z. B. entschieden bestritten werden, dass Arrhenatherum elatius seine Früchte mit Hülfe der Granne in einem für die Propagination wirkungsvollem Masse rollend fortbewegt, und selbst Avena sterilis bringt mit seinen beiden so kräftigen Grannen, soweit ihre hygroskopischen Eigenschaften in Frage kommen, keine in Betracht kommende Fortbewegung zu Stande.

b) Einbringung der Frucht in das Keimbett. Die drehbaren Grannen sollen zweitens dazu dienen, die

Früchte in das Keimbett einzubringen, und es wird einer ganzen Reihe von Grasfrüchten diese Fähigkeit zugesprochen.

Mit Aristida und Heteropogon konnten wegen Mangels an reichlichem Material Versuche nicht vorgenommen werden, wohl aber mit Stipa pennata. In einen Rasen von Drahtschmele, der 10—15 cm hoch aufgelaufen war, wurden Stipa-Früchte mit unversehrten Grannen durch Herabfallenlassen eingesenkt; sie wurden täglich mehrmals mit Wasser besprüht und öfter durch Blasen leise bewegt. Nach 10 Tagen hatten sich zwei der Früchte in den Boden eingebohrt, die eine zur Hälfte, die andre bis über den Grannenansatz. Sie hatten beide mit der obern Hälfte des Säulchens einige der dünnen Deschampsia-Halme mit ein und zwei Windungen umklammert und in der That auf diese Weise sich einen festen Stützpunkt geschaffen, von dem aus die weiteren Bewegungen für das Einbohren verwerthet werden konnten. Dieser Versuch dürfte als eine Bestätigung der Kerner'schen Darstellung anzusehen sein. Für die lange Stipa-Granne, die in vielen Fällen zwischen Grashalmen und sonstigen Pflanzentheilen sich, nur mit dem schwereren Ende den Boden berührend, frei in der Luft halten wird, ist ein genügend häufiger Feuchtigkeitswechsel denkbar, der zusammen mit der ebenfalls gegebenen Luftbewegung das Eindringen in den Boden herbeizuführen geeignet scheint.

Um dieselbe Frage nun auch an den in Theil II untersuchten Formen zu prüfen, wurde eine Reihe verschiedener Versuche mit Anthoxanthum oderatum u. Puelii, Deschampsia caespitosa u. flexuosa und Arrhenatherum elatius gemacht. Die Früchte wurden auf Sand, auf lockerem sandigem Boden, auf humoser Gartenerde, auf vorbereiteten niedrigen Rasen ausgesät und nach Möglichkeit Feuchtigkeitsschwankungen ausgesetzt. Das Resultat aller Versuche war, dass in keinem einzigen Falle ein selbstthätiges Einbohren der Objekte zur Beobachtung gelangte. Ganz besonders günstig hätte z. B. dem Einbohren folgende Einrichtung sein müssen. Auf einer etwas bindigen Gartenerde wurde eine recht unebene und ziemlich trockene Aussaat-

fläche hergestellt so, dass die Bodenbrocken kleine Erhöhungen und Vertiefungen verschiedenster Form bildeten. Anthoxanthum-Früchte wurden nun zunächst auf den Erhöhungen möglichst frei ausgelegt und darauf wiederholt befeuchtet. Einige fielen durch ihre Imbibitionsbewegungen in die Vertiefungen herab, andre auch nicht. Die herabgefallenen waren durchaus nicht überwiegend zweckmässig mit der Basis voran zu liegen gekommen, sondern ebenso oft quer, oder gar mit den Grannenspitzen voran, die sich dann in den Boden einspiessten und die Frucht in der für die Keimung unvortheilhaftesten Stellung frei in der Luft suspendiert hielten. Weitere Veränderungen traten nicht mehr ein. Die in den Bodenspalten liegenden Früchte führten bei vorsichtiger Befeuchtung zwar immer noch Torsionen aus, beim Ruchgras kam es dabei auch zu, allerdings sehr wenig energischen, Erschütterungen der Frucht, aber ein Eindringen in den Boden geschah nicht, ja nicht einmal ein weiteres Vordringen in die dargebotenen Oeffnungen, obwohl zum Anstemmen der Grannen die beste Gelegenheit gegeben war. Dergleichen trat auch dann nicht ein, wenn man die Früchte absichtlich recht günstig orientierte. Am Schlusse eines jeden solchen Versuchs konnte man sich überzeugen, dass einige mechanische Erschütterungen des benutzten Gefässes viel mehr ausrichteten als alle vorangegangenen Bemühungen. Der Versuch wurde weiter dahin abgeändert, dass Anthoxanthumstöcke so ausgepflanzt wurden, dass sie die Aussaat selbst übernahmen. Es zeigte sich, dass die Früchte wiederum nicht zweckmässig, sondern in allen denkbaren Stellungen niederfielen, und dass kein Einbohren erfolgte.

— Nebenbei liess sich auch hier constatieren, dass durch die hygroskopischen Bewegungen die im Laufe des Versuchs stattfanden, keine irgend beträchtliche Ausbreitung der Saat von der Mutterpflanze weg bewirkt wurde. Bei der Beendigung des Versuchs lagen die Früchte so, dass sie eben so gut erst frisch abgefallen sein konnten. —

Auch in der Natur wurden spontan ausgestreute Früchte

von Anthoxanthum und Arrhenatherum elatius mehrfach beobachtet und niemals Exemplare gefunden, die ein selbstthätiges Einbohren erkennen liessen.

Alle diese Versuche, bei denen die hygroskopischen Eigenschaften der Grannen sich unwirksam zeigten für das Eindringen der Frucht in die Erde, liessen gleichzeitig eine zweite stets wiederkehrende Wahrnehmung machen, nämlich, dass auch die rein mechanische Kraft des Apparates ganz unzulänglich für den gedachten Zweck ist. Es war niemals zu beobachten, dass Bodentheilchen auf die Seite gedrückt wurden; entweder wichen Granne und Frucht den Hindernissen der Aussaatfläche aus, oder die Bewegung blieb gehemmt. Leistungen, die der mächtigen Ausrüstung der Stipa-Granne recht gut entsprechen, können eben den zarten Organen der hier in Frage stehenden Arten bei aller Aehnlichkeit der Einrichtung nicht ohne weiteres auch zugeschrieben werden.

Das Ergebniss steht durchaus in Einklang mit dem Verhalten der Gräser bei der Keimung. Wer häufig Gelegenheit gehabt hat Grassämereien keimen zu sehen, wird die Erfahrung gemacht haben, dass gleichmässige Feuchtigkeit und gleichmässige Temperatur die Keimung derselben nicht nur nicht begünstigen, sondern bei fast allen Arten geradezu nachtheilig beeinflussen, eine Erfahrungsthatsache, von der beispielsweise die Samencontrole bei ihren Prüfungsmethoden jetzt allgemein Gebrauch macht.[28]) Wenn Grassamen, insbesondere die in der Form von Spelzfrüchten auftretenden, gut keimen sollen, muss ihnen das nöthige Wasser so zugeführt werden, dass sie Gelegenheit haben, immer wieder abzutrocknen. Die Spelzenumhüllung und der Raum zwischen Spelze und Frucht darf nicht andauernd mit Wasser vollgesogen bleiben, vielmehr muss die Luft ständig freien Zutritt haben, da die Grassamen offenbar in besonders hohem Grade der Beihilfe der Luft zur Einleitung des Keimungsprocesses bedürfen. Darum keimen Gräser nirgends besser, als auf mässig feuchtem Sand frei liegend. Anthoxanthum, Deschampsia und Arrhenatherum elatius,

die bei obigen Versuchen benützt wurden, gehören gerade zu denen, die unter constanten Keimungsbedingungen unzweifelhaft schlechter keimen. Bei diesen Arten würde durch das Einbringen in den Boden die Keimung nicht gefördert, sondern eher geschädigt werden. Der Luftzutritt würde durch den umgebenden Boden und seine anhaltendere Feuchtigkeit gehemmt und der Temperaturwechsel abgeschwächt werden. In jedem Falle liegt für die Einbringung der Grassamen ins Keimbett ein physiologisches Bedürfniss aus Gründen der Keimung nicht vor. — Auch der Landwirth und Grassamenzüchter weiss das, feinere Grassamen werden bei der Aussaat überhaupt nicht mit Boden bedeckt und auch die gröberen Grasfrüchte vertragen nur eine schwache Bedeckung.

c) Windverbreitung. Dass die zum Theil ziemlich langen und weit vorragenden tordierenden Grannen auch als Flugapparate dienen können und Verwendung finden, wird wohl nur deshalb in der Litteratur nicht ausdrücklich erwähnt, weil es selbstverständlich erscheint. Man braucht dabei nicht blos an die langen Federgrannen von Stipa zu denken, auch bei Anthoxanthum, Arrhenatherum u. a findet man die Früchte in der Windrichtung weit hin transportiert. In erster Linie kommt dabei natürlich die Vergrösserung der Segelfläche zur Geltung, welche durch die Begrannung dargeboten wird. Der Apparat wird noch dadurch vervollkommnet, dass die Endborsten der Grannen regelmässig mit längern oder kürzern Härchen besetzt sind.

Eine gewisse Betheiligung an der anemochoren Ausrüstung kommt aber auch den hygroskopischen Formveränderungen der Granne zu. Durch die Beugung des Knies im Verein mit der Drehung wird die Frucht vom Boden abgespreizt, sie wird namentlich dann, wenn z. B. auffallende Regentropfen sie angepresst haben, wieder von der Unterlage losgelöst und dem bewegenden Luftzug von neuem preisgegeben. In demselben Sinne wirkt die basale Behaarung. Die Haare, die feucht den Spelzen anliegen,

richten sich trocken gerade, stehen von der Basis ab und heben sie ein wenig vom Boden empor.

d) Befreiung der Frucht aus den umhüllenden Spelzen. In den Kreis der an die Windverbreitung angepassten Einrichtungen gehört noch eine Funktion der drehbaren Grannen, die vielleicht die wesentlichste ist.

Zur Reifezeit trennt sich die Basis der hierher zu rechnenden Grasfrüchte leicht von der Insertionsstelle ab und man findet die Früchte locker in den Hüllspelzen sitzend. Die Befreiung aus diesen gelingt aber nicht so ohne weiteres. Die Glumae haben sich nach der Blüthezeit wieder einander genähert und sind nun nicht mehr so weit geöffnet, dass die Früchte unmittelbar herausfallen könnten. Der nach der Spitze gerichtete basale Haarschopf erschwert das Freiwerden zudem, weil er ein Herausgleiten aus der Hülle nach vorn hindert. Wenn man reife, mit Früchten besetzte Scheinähren von Anthoxanthum so in Beobachtung nimmt, dass sie vor Feuchtigkeitsschwankungen geschützt bleiben, so sieht man, dass die Früchte ruhig an ihrem Platze verharren und nicht aus der Umhüllung der äussern Glumae herauskommen. Setzt man dagegen ebensolche Fruchtstände — unter Vermeidung störender Erschütterungen — einem Wechsel der Feuchtigkeit aus (am einfachsten durch Überstülpen eines mit Wasser beschlagenen Glasgefässes von geeigneter Grösse, oder durch Zuleiten von trockener und feuchter Luft, allenfalls auch durch vorsichtiges Besprengen mit feinen Wassertropfen), so ändert sich das Bild alsbald, der ganze Fruchtstand geräth durch die lebhafte Rotation der Grannen in Unruhe. Die die äussern Hüllspelzen überragende Granne findet mit ihrem kreisenden Endtheil an diesen und in der Umgebung des Ährchens Widerstand, und man beobachtet, wie sie von einem dieser ausserhalb liegenden Stützpunkte aus die Frucht (Scheinfrucht) seitlich aus der Umhüllung herauszudrücken sucht. Vielfach gelingt die Befreiung nicht auf einmal, die schon halb herausgebrachte Frucht fällt nicht

selten wieder zurück, und erst wiederholte Torsionsbewegungen führen zum Ziel. Die Früchte fallen darauf allermeist nicht gleich zu Boden, sondern bleiben, mit ihren Grannen und Haaren sich irgendwie einklemmend, lose in der Scheinähre hängen. Eine schwache Erschütterung, ein mässig lebhafter Windstoss genügt, um die bereitliegenden Früchte vollends herabzuwerfen.

Für den Lufttransport dürfte es nicht ohne Vortheil sein, dass auf diese Weise für einen erhöhten Ausgangspunkt Sorge getragen ist. Es wird damit vermieden, dass die auszubreitenden Vermehrungsorgane in die Grasnarbe der unmittelbaren Umgebung des Mutterindividuums niederfallen, wo sie gleich endgiltig festgehalten werden könnten, es wird ihnen vielmehr die Möglichkeit gewährt schon beim Abflug die Hindernisse der nächsten Nachbarschaft zu überfliegen.

Die Beugung des Knies folgt beim Übergang von der feuchten zur trockenen Lage der Torsion nach, oder geht ihr voran, jenachdem, ob die ganze Granne gleichmässig hygroskopisch beeinflusst, oder ob der Säulchenabschnitt länger feucht erhalten wird. Dementsprechend ist die Funktion verschieden. Folgt die Beugung der Torsion, bleibt also die Granne während sie zurückkehrt, gerade, so werden die Hemmnisse, welche auf dem Hinwege zum Ausheben der Frucht benutzt wurden, auf dem Rückwege umgangen; die Frucht kann in der eingenommenen Lage verharren und die zweite eintretende Torsion den Effekt der ersten gleichsinnig ergänzen. Geht die Beugung der Torsion voran, so wird in den Fällen, wo ein einmaliger Bewegungsakt zur vollständigen Befreiung nicht hinreichte, der gewonnene Vorteil bei der Rückdrehung in Frage gestellt und wirklich nicht selten aufgehoben. Es kommt dann vor, dass die Frucht in ihre alte Lage zurückgedrückt wird. Das tritt jedoch nicht gar zu häufig ein, meist findet sich irgend ein Hinderniss, namentlich durch die basalen Haare, die sich einklemmen und anstemmen.

In dem geschilderten, für die Windverbreitung vor-

bereiteten Zustand, kann man bei geeignetem Wetter die Fruchtstände des Ruchgrases auch im Freien auffinden. Es gelingt dann kaum, die Halme abzupflücken ohne die locker hängenden Früchte abzuwerfen.

Oben wurde der Nachweis versucht, dass der schnelle Wechsel zwischen Trockenheit und Feuchtigkeit, der für einen stossartigen hygroskopischen Ausschlag erforderlich ist, für dicht auf dem Boden liegende Organe in der Natur an von unsern Gräsern bewohnten Plätzen im allgemeinen nicht vorhanden ist. Die sich über den geschlossenen Rasen erhebenden Blüthenstände sind dafür ein ungleich günstigerer Ort. Der tägliche Thaufall, zumal die an allen exponierten Stellen rasch erfolgende Verdunstung desselben durch die Sonnenwärme, bietet eine gute und häufige Gelegenheit für hygroskopische Reactionen. Plötzliche Sprünge brauchen ausserdem zu dem letzerörterten Zwecke gar nicht immer ausgelöst zu werden, für diesen ist ein ruhiges mehrfaches Kreisen der Endborste bereits Erfolg versprechend.

Erwähnt sei noch, dass die erstmalige Drehung und Beugung, welche die Granne im Laufe ihrer Entwickelung bis zum Eintritt der Reife erfährt, keine Veränderung zur Folge hat. Sie geht zu allmählich vor sich und ist beendet, bevor die Früchte ihre Lostrennung bewerkstelligen.

e. Loslösung von der Insertion. Ob etwa die kleinen, die Rotationen begleitenden Stösse bei der Loslösung der Scheinfrucht von ihrer Insertion eine Rolle spielen, kann nur vermuthet werden, es gelang nicht, eine thatsächliche Beobachtung darüber zu machen.

In derselben Weise geeignet für die Ablösung der Früchte, erscheinen die Grannen der Avena-Arten, welche ihre Länge befähigt, ziemlich entlegene Theile des Blüthenstandes noch als Stützpunkt zu verwerthen. Förderlich wird speciell der Umstand sein, dass in den mehrblüthigen Ährchen die Grannen bei ihren Bewegungen sich ver-

schiedentlich begegnen und gegenseitig als Widerlager dienen können.

Analog erscheint die Einrichtung bei Deschampsia flexuosa, wo die Grannen lang genug sind, um die Spitzen der Hüllspelzen oder die in dem zweiblüthigen Ährchen gegenüberstehende Granne als festen Punkt benützen zu können. Bei D. caespitosa ist die Granne nur wenig länger als die Deckspelze, sie erreicht die Granne der andern Blüthe nicht. Das Ährchen ist viel lockerer gebaut als bei D. flexuosa, die Blüthen sind weiter auseinander gerückt und überragen beide die Hüllspelzen. Die obere steht so frei, dass die Frucht ohne weiteres abfallen kann; für die untere dürften die geringen Erschütterungen, die beim Abgleiten der Granne an der Spitze der Deckspelze entstehen, zum Abwerfen genügen. — Vielleicht steht die Verschiedenheit der Entwickelungsstufe der Grannen beider Arten in ursächlichem Zusammenhang mit der Verschiedenheit des Baus ihrer Ährchen.

Eine äusserlich ähnliche Differenz liegt bei den einheimischen Holcus-Species vor. Das Aehrchen ist zweiblüthig, die untere zwitterige Blüthe ist unbewehrt, die obere männliche begrannt, die Scheinfrüchte bestehen aus den ganzen Aehrchen. Die an sich schwache Granne von H. mollis ist immerhin so lang, dass sie mit ihrem Endtheil die Spitzen der Glumae kreuzt, benachbarte Theile des lockeren Rispenstandes wird sie nur ausnahmsweise berühren; die Granne von H. lanatus dagegen sieht nur selten aus den Klappen hervor, sie wäre höchstens befähigt, sich an die Innenseite der Glumae anzustemmen. Aus diesem Bau könnte auf eine entsprechend verschiedene Betheiligung der Grannen an der Befreiung der Frucht geschlossen werden. Dieselbe tritt aber in Wirklichkeit bei beiden überhaupt nicht ein, obwohl die Früchte durchaus locker in den Klappen liegen; die Grannen sind zu zart, zu rudimentär, um die Umhüllung auseinander drücken zu können.

Leichter erklärlich ist die Einrichtung von Alopecurus pratensis. Auch hier bildet das Aehrchen die Scheinfrucht.

Die relativ derbe Granne kommt mit ihrem Knie fast in die Höhe der Glumae-Spitzen zu liegen, sodass der lange Endtheil frei oder nur leicht streifend über diesen kreist, um desto wirksameren Widerstand in der Umgebung des gedrängten Blüthenstandes zu finden und so die Abtrennung des geschlossenen Aehrchens zu veranlassen.

Eine vielleicht noch irgendwie modificierte Function lässt die merkwürdige Form der Granne von Corynephorus canescens vermuthen. Die angestellten Beobachtungen ergaben aber bis zum Abschluss dieser Untersuchungen kein Resultat.

Litteratur-Verzeichniss.

1) M. Wichura, Flora 1852. Ueber das Winden der Blätter, p. 84 u. 105.

2) Duval Jouve, Étude anatomique de l'arête des graminées. Paris 1871.

3) F. Hildebrand, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Pringsh. Jahrb. Bd. 9 1873/74, p. 235.

4) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop. 2. Aufl. 1877, p. 416 f.

5) Fr. Darwin, On the hygroscopic mechanism by which certain seeds are enabled to bury themselves in the ground. Transaction of the Linnean Society of London. II. Ser. Botany I. p. 158 f. 1876.

6) A. Zimmermann, Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Pringsh. Jahrb. Bd. 12. 1881, p. 542 f.

7) G. Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Pringsh. Jahrb. Bd. 17. 1886, p. 543.

8) G. Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsh. Jahrb. Bd. 18. 1887, p. 346.

9) Dippel, Abhandl. d. Senckb. Gesellschaft. Bd. XI. 1879.

10) E. Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882, p. 64.

11) C. Steinbrinck, Inaug.-Diss. Bonn 1873. (These.)

12) Ders., Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockener Pericarpien. Bot. Zeit. 1878, p. 561 f.

13) Ders., Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstructur. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 6. 1888, p. 385 f.

14) Ders., Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -schrumpfung vegetabilischer Membranen. Bonn 1891, 128 pp. Verh. d. naturh. Vereins d. preuss. Rheinl.

15) Ders., Ueber den Oeffnungsmechanismus der Hülsen, Ber. d. d. bot. Ges. 1883, p. 273 f.

16) Ders., Ueber ein Bauprincip der aufspringenden Trockenfrüchte. Ber. d. d. bot. Ges. 1884, p. 397 f.

17) Ders., Ueber die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora, Jahrg. 74. 1891, p. 193 f.

18) S. Schwendener, Ueber Formveränderungen eines cylindrischen Organs in Folge ungleicher Längenzunahme dreier ursprünglich longitudinal gestellter Zonen. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. 1898, XII, p. 172 f.

19) Weberbauer, Beiträge zur Anatomie der Kapselfrüchte. Bot. Centralbl. 1898. 1, p. 54 f.

20) Jessen, Deutschlands Gräser. Leipzig 1863.

21) H. Settegast, Die landwirthschaftlichen Sämereien. Leipzig 1892.

22) Harz, Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.

23) E. Hackel, Gramineen. Engler-Prantl, Natürl. Pflanz.-Fam., p. 14 u. a.

24) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben. 1887, Bd. I, p. 576. Bd. II, p. 780, 796.

25) F. Ludwig, Biologie der Pflanzen. 1895, p. 344, 349.

26) B. Schmid, Bau und Funktion der Grannen unserer Getreidearten. Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 39, 119, 305, 330 u. a.

27) A. Zoebl u. C. Mikosch, Die Funktion der Grannen der Gerstenähre. Sitzungsber. der k. k Ak. der Wiss. math.-nat. Classe. Bd. 101, Abth. I, p. 1033. 1892.

28) Eidam, Ueber den Einfluss wechselnder Feuchtigkeit und Temperatur auf die Keimung der Grassamen und der Runkelknäuel. Jahresb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur. 1884, p. 232 f.

Figuren-Erklärung.

1. Anthoxanthum odoratum, Querschnitt durch das Säulchen der reifen Granne. 1 : 540.
2. A. odoratum, Querschnitt durch das Säulchen der jungen Granne. 1 : 540.
3. A. odoratum, isolierte Sclereïde der äussern Zone, in Wasser die Eigentorsion zeigend. 1 : 230.
4. A. odoratum, Sclereïde der äussern Zone nach Einwirkung von Kalilauge. 1 : 540.
5. A. odoratum, zwei Sclereïden der innern Zone nach Zusatz von Kalilauge um einander windend. 1 : 230. (Schem.)
6. A. odoratum, Querschnitt durch das Knie. 1 : 600.
7. Deschampsia flexuosa, isolierte Sclereïde der äussern Zone, in Wasser die Eigentorsion zeigend (die Spalten liegen auf der Rückwand). 1 : 435.
8. D. flexuosa, Stück einer Sclereïde der innern Zone (die Spalten der Vorderwand sind dunkler gezeichnet). 1 : 650.

Lebenslauf.

Ich, Wilhelm Remer, bin geboren zu Görlitz am 23. April 1865 als Sohn des verstorbenen Buchhändlers Ernst Remer und seiner Frau Auguste, geb. Bade, beide evangelisch. Ich besuchte daselbst die Vorschule und von Ostern 1876—1885 das Gymnasium Augustum, das ich mit dem Zeugniss der Reife verliess. Ostern 1885 bis Michaelis 1885 arbeitete ich als Volontär in einer Maschinenfabrik zu Görlitz. Michaelis 1885 bis Michaelis 1886 studierte ich in Leipzig, Michaelis 1886 bis Michaelis 1892 in Breslau Naturwissenschaften und nahm Theil an den Vorlesungen und Uebungen der Herren

Chun, F. Cohn †, Credner, B. Erdmann, Freudenthal, Gürich, Hanckel †, Hintze, Ladenburg, Leuckart †, Lipps, J. Partsch, Poleck, Prantl †, Roemer †, Roepell †, Rohde, Rosanes, Schneider †, Sombart, Wislicenus, Wundt, Zirkel,

unter denen ich an erster Stelle den Herren *Lipps*, *J. Partsch* und *Prantl †*, für den massgebenden Einfluss, den sie auf meine Studien ausgeübt haben, zu grossem und stetem Danke mich gern verpflichtet halte.

Von 1893—1897 war ich Assistent des Herrn Professor *Dr. Pax*, dem ich für reiche Belehrung und Förderung in dieser Zeit, sowie auch für die Anregung zu vorstehender Untersuchung den wärmsten Dank schulde. — Ausgeführt wurde dieselbe im Laboratorium der agriculturbotanischen Versuchsstation des Breslauer landwirthschaftlichen Vereins, an welcher ich seit Ostern 1897 Assisstent bin. Für die liberale Ueberlassung des Laboratoriums habe ich dem genannten Verein, sowie insbesondere dem Direktor der Station, Herrn Professor *Dr. Eidam*, angelegentlichst zu danken.

Thesen.

1. Die von Haberlandt gegebene Erklärung der Reizleitung bei Mimosa pudica lässt sich bestreiten.
2. Die Richtung von Streifung und Spalten fällt bei den Sclereïden der Gramineen-Grannen nicht zusammen.
3. Die Ueberschätzung linker Distanzen beruht nicht auf einer Complication mit Augenbewegungen (Münsterberg).